动 物 学 研 究 1999, Dec. 20 (6): 446～450 CN 53－1086/Q ISSN 0254－5853
Zoological Research

西双版纳热带雨林蚂蚁区系的起源与演化

徐正会
(西南林学院资源学院 昆明 650224 zhxu@public.km.yn.cn)

摘要：从早寒武纪至早侏罗纪，西双版纳古陆一直与其南面的缅甸古陆连为一体，并具有相同的物种起源和演化历史。但西双版纳古陆分别于晚石炭纪和中、晚侏罗纪两次沦为海洋，其物种起源与演化成果前功尽弃。蚂蚁起源于白垩纪中后期或更早，大量分化于第三纪。至白垩纪早期，西双版纳古陆同时与南面的缅甸古陆和北面的中国古陆连为一体，从此再未沦陷。因此西双版纳的物种是此时开始从缅甸古陆和中国古陆同时移入的。至第三纪喜马拉雅造山运动初期，西北—东南走向的滇西盆地消失，中国西南、华南和华中地区成为地势相近的均一陆地，为东西向和南北向的物种交流提供了便利条件。同期印度次大陆与亚洲大陆接合，两大陆的物种开始进行广泛交流。第四纪早更新世喜马拉雅造山运动后期，思茅以北明显抬升，西双版纳的物种逐渐从中国区系中分化出来，但继续保持与其东、南、西三面物种的交流。至第四纪中、晚更新世，随着横断山脉的形成，西双版纳地区相应被轻度抬升，逐渐形成了复杂多样的地貌和气候。环境的改变导致其物种的分化，西双版纳因而成为一个明显的物种分化中心。

关键词：蚁科；蚂蚁区系；起源与演化；热带雨林；西双版纳
中图分类号：Q969.554.2 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853(1999)06－0446－05

西双版纳地区位于我国云南省南部，北回归线以南。那里生长着在我国非常稀少的热带雨林和季雨林，同时还有季风常绿阔叶林、苔藓常绿阔叶林、落叶阔叶林、竹林、针叶林等多种植被类型。在多样化的植被条件下，孕育了多样化的动物和昆虫区系。郭荫卿等（见徐永椿等，1987）曾对西双版纳植物区系的特点和性质作过分析。王应祥等（见徐永椿等，1987）讨论过西双版纳动物区系的演化趋势。Xu（1998a，b，c）和徐正会（1998）报道过西双版纳热带雨林蚂蚁的新记录属、新种和新记录种。徐正会（1999）分析过西双版纳热带雨林蚂蚁区系的成分和特征。但至今未见关于西双版纳热带雨林蚂蚁区系起源与演化的报道。本研究结合古地理史(王鸿祯,1985)、蚂蚁起源史(Holldobler等,1990)和对现存蚂蚁区系的调查研究(周樑镒等,1991;吴坚等,1995;唐觉等,1995;Bingham,1903;Bolton,1995),对西双版纳热带雨林蚂蚁区系的起源和演化进行探讨。

1 西双版纳的古地理史

西双版纳地区具有古老的地质历史，但几经沧桑（王鸿祯，1985），因而其生物之起源经历了曲折的道路。早晚元古代的震旦纪（8.5 亿～6 亿年前）联合古陆（劳亚大陆）形成初期，澜沧江以西已经固结。当时地球上出现了大量的同心藻（陈学新，1997）。至古生代的寒武纪（6 亿～5 亿年前）早期，澜沧江以西首次形成古陆，而澜沧江以东仍为辽阔的海洋，与康滇古陆隔海相望。这种状况一直延续到奥陶纪（5 亿～4.4 亿年前）晚期，此时地球上出现了三叶虫和棘皮动物，云南澄江著名的动物化石群也是这时形成的。到志留纪（4.4 亿～4 亿年前）早期，澜沧江两侧均上升为古陆，但仍有海洋与滇桂黔古陆相隔。此时是三叶虫繁盛的时期，并进化出原始的陆生节肢动物。这种状态经历泥盆纪（4 亿～3.5 亿年前），延续到石炭纪（3.5 亿～2.8 亿年前）早期。其间地球上形成了原始的无翅昆虫、两栖动物和鱼类。石炭纪晚期，整个西双版纳地区沦为海洋。石炭纪是有翅昆虫产生的重要时期。

二叠纪（2.8 亿～2.3 亿年前）早期，澜沧江以西南部再度上升为古陆，此时昆虫纲已经形成并分化为各目。至中生代三叠纪（2.3 亿～1.95 亿年

收稿日期：1998－12－07；修改稿收到日期：1999－03－31
基金项目：国家自然科学基金（青年基金 39500118）；云南省应用基础研究基金资助项目（95C067Q）

前）早期，西双版纳和滇西丘陵形成，与康滇山地之间仅有狭窄的海沟相隔。此时地球上出现了恐龙家族，并繁盛一时。三叠纪中后期，滇西丘陵大部沉没，仅澜沧江以西露出陆地。侏罗纪（1.95 亿～1.37 亿年前）早期西双版纳地区全部形成陆地并与中国古陆首次连为一体，但此后不久，于侏罗纪中后期西双版纳第 2 次全部沦为海洋。此时恐龙大量分化，并出现了原始的鸟类——始祖鸟。

白垩纪（1.37 亿～0.65 亿年前）早期，西双版纳古陆升起并再次与中国古陆相连，但澜沧江以东形成西北—东南走向的狭长滇西盆地。新生代第三纪早期（0.65 亿～0.23 亿年前）喜马拉雅造山运动开始，滇西盆地大部消失。至第三纪晚期(0.23 亿～0.02 亿年前)，整个云南形成均一大陆，同时形成众多的湖泊。第四纪（0.02 亿年前）早更新世，思茅以北抬升，以南地势保持较低，红河一线以东进一步抬高形成古云贵高原。至中、晚更新世，红河一线以西形成低山丘陵，以东形成云贵高原。第四纪冰川仅到达昆明以北地区，对西双版纳地区没有影响。第四纪的喜马拉雅造山运动导致横断山脉的形成，滇西南丘陵相应被抬升，但位于横断山区南端的西双版纳地区受抬升较少，并保持了东、西、北三面高，南面较低的地势。

2　西双版纳古地理与昆虫起源的关系

总体上看，在漫长的地质历史中，西双版纳陆地的形成与其南面的缅甸山地和中南半岛山地有着悠久的联系。而与中国古大陆发生联系则是中生代后期的事。侏罗纪早期首次与中国古大陆连通，但后来被中断，白垩纪早期再次连通。从已知的昆虫化石来看，泥盆纪形成了原始的昆虫，石炭纪有翅昆虫产生，二叠纪已经分化出昆虫纲的各目，三叠纪至白垩纪昆虫继续分化，形成了众多的科。因此中生代后期以来西双版纳古陆与中国古陆的沟通对西双版纳地区昆虫区系的形成影响很大，促进了众多昆虫类群的广泛交流。

新生代的喜马拉雅造山运动对西双版纳的昆虫区系特征起了进一步刻划的作用。随着横断山脉的形成，滇西南山地和丘陵相应被抬升，热带物种被迫南移或在河谷内繁衍，而北方物种得以南侵并在高海拔地区定居下来。西双版纳正是此类山地丘陵地区，但与滇西山地丘陵相比海拔明显较低，而且东、西、北三面地势较高，冬季有利于阻挡北方南侵的冷空气，南面较低则有利于接纳南来湿热气团以形成丰沛降雨。在这样的地理条件下，演化出西双版纳地区热带成分为主兼有北方种类的区系特征。

3　西双版纳古地理与蚂蚁起源的关系

据 Wilson 等(1967a,b)报道,最早的蚂蚁化石——弗瑞蜂蚁 *Sphecomyrma freyi* 发现于美国新泽西州白垩纪中后期的琥珀中,距今 0.8 亿年以前。据此推断在白垩纪中后期,少数属于很原始的蜂蚁亚科 Sphecomyrminae 的物种广泛分布于北半球,那里当时是超级大陆——劳亚大陆,与后期第三纪和现代的蚂蚁相比它们明显要稀少得多。适应辐射使蚂蚁成为优势成分这一过程的发生决不晚于第三纪的早期,大约 0.65 亿年以前。Hong 等(1974)在我国辽宁省早始新世抚顺地层中发现的古城始蚁 *Eomyrmex guchengziensis* 已经明显结合了蜂蚁属 *Sphecomyrma* 和现存猛蚁亚科 Ponerinae 的特征。而在美国阿肯瑟州始新世中期琥珀中已经获得了切叶蚁亚科 Myrmicinae、臭蚁亚科 Dolichoderinae 和蚁亚科 Formicinae 的代表(Wilson,1985)。综上所述,蚂蚁起源于白垩纪中后期或更早,大量分化并繁荣于第三纪,第四纪已经演化出了现存的多数亚科。

白垩纪的中后期，西双版纳古陆已经与中国古陆连接在一起，但中间有古横断山和一宽阔狭长的滇西盆地相隔，滇西盆地向西南延伸进入中南半岛。因此西双版纳蚂蚁的起源可能与中国南方相似但不尽相同，而与缅甸山地相同。第三纪早期滇西盆地大部消失，为西双版纳与中国古陆南方蚂蚁的交流提供了条件，这种交流延续至第三纪后期。第四纪早期，思茅以北地势抬升，红河以东更抬升为古云贵高原，云南的蚂蚁开始出现分化，热带的种类分布于思茅一线以南地区，红河以西演化出山地种类，而红河以东向高原种类进化。第四纪中后期，红河以西地貌进一步发生深刻变化，形成高耸的横断山脉和深切的河流，昆明—下关一线以北曾受到第四纪冰川影响，但横断山区河谷低海拔地区避免了这种影响并成为后来的物种起源和演化中心之一。西双版纳地区则没有冰川的影响，但横断山脉的形成已波及该地区，并在这里形成了复杂的山地和丘陵地貌。在第四纪中后期的地貌条件下，北方种类沿山脉顶部得以南侵并定居下来，热带种类的分布范围缩小，主要集中于 1 000 m 以下低海拔

地区，同时西双版纳南面较低的地势和澜沧江河谷的存在为该地区与缅甸和中南半岛物种的继续交流提供了便利通道。因而决定了西双版纳现代的蚂蚁区系以热带成分为主，亚热带成分次之，同时在高海拔山地接纳了部分北方种类。

以上是基于古地理学和蚂蚁起源理论对西双版纳地区蚂蚁区系起源和进化作出的推论。下面对西双版纳目前已经鉴定的267个物种的区系成分作一分析，以便与上述推论进行对比。

4 现存西双版纳蚂蚁区系与周围地区和其他动物地理界的关系

从表1看出，西双版纳的蚂蚁区系与印度次大陆关系最为密切，在已知的267个种之中，共有物种达127种，接近一半。其次是与缅甸有着密切关系，共有物种占39.33%。西双版纳与华南闽广区和华中区的共有物种分别占37.83%和31.46%，可见西双版纳与中国南方曾有过频繁交流。西双版纳与马来西亚界和古北界的共有物种分别占24.34%和19.85%，说明一方面与旧大陆热带地区有着渊源关系，另一方面接纳了一定数量的北方物种。西双版纳与西南区、台湾岛、海南岛、中南半岛、日本也有一定的关系，共有物种占19.85%至12.36%。需要特别指出的是，西双版纳虽与中南半岛相连，但共有物种仅38种，占14.23%，与印度次大陆和缅甸形成强烈对比。西双版纳与喜马拉雅造山运动中崛起的西藏、尼泊尔、不丹、巴基斯坦等地区没有明显关系。西双版纳与菲律宾和澳洲界的关系遥远，与非洲界、马拉加西界、新北界和新热带界的关系不明显。此外西双版纳的特有种有39种，占14.61%，说明西双版纳是一个明显的物种分化中心。

5 主要结论

从早寒武纪至早侏罗纪，西双版纳古陆一直与其南面的缅甸古陆连为一体，并具有相同的物种起源和演化历史。但西双版纳古陆分别于晚石炭纪和中、晚侏罗纪两次沦为海洋，其物种起源与演化成果前功尽弃。蚂蚁起源于白垩纪中后期或更早，大量分化于第三纪。至白垩纪早期，西双版纳古陆同时与南面的缅甸古陆和北面的中国古陆连为一体，从此再未沦陷。因此西双版纳的物种是此时开始从缅甸古陆和中国古陆同时移入的。至第三纪喜马拉雅造山运动初期，西北—东南走向的滇西盆地消失，中国西南、华南和华中地区成为地势相近的均一陆地，为东西向和南北向的物种交流提供了便利条件。同期印度次大陆与亚洲大陆接合，两大陆的物种开始进行广泛交流。第四纪早更新世喜马拉雅

表1 西双版纳已鉴定267种蚂蚁的区系属性比较

Table 1 Comparison of the fauna attribution of 267 ant species identified in Xishuangbanna

区系属性 (fauna attribution)	物种数 (number of species)	百分比/% (percentage)
西双版纳特有种(endemic species of Xishuangbanna)	39	14.61
与西南区共有种(species shared with Southwestern China)	53	19.85
与华中区共有种(species shared with Central China)	84	31.46
与闽广共有种(species shared with Fujian & Guangdong)	101	37.83
与海南共有种(species shared with Hainan Island)	39	14.61
与台湾共有种(species shared with Taiwan Island)	42	15.73
与日本共有种(species shared with Japan)	33	12.36
与西藏共有种(species shared with Tibet)	5	1.87
与尼泊尔共有种(species shared with Nepal)	3	1.12
与不丹共有种(species shared with Bhutan)	3	1.12
与巴基斯坦共有种(species shared with Pakistan)	1	0.37
与印度次大陆共有种(species shared with India subcontinent)	127	47.57
与缅甸共有种(species shared with Burma)	105	39.33
与中南半岛共有种(species shared with Indo-China Peninsula)	38	14.23
与菲律宾共有种(species shared with Philippines)	25	9.36
与马来西亚界共有种(species shared with Indo-Australian)	65	24.34
与澳洲界共有种(species shared with Australasian)	24	8.99
与古北界共有种(species shared with Palaearctic)	53	19.85
与非洲界共有种(species shared with Afrotropical)	11	4.12
与马拉加西界共有种(species shared with Malagasy)	5	1.87
与新北界共有种(species shared with Nearctic)	8	3.00
与新热带界共有种(species shared with Neotropical)	7	2.62

造山运动后期，思茅以北明显抬升，西双版纳的物种逐渐从中国区系中分化出来，但继续保持与其东、南、西三面物种的交流。至第四纪中、晚更新世，随着横断山脉的形成，西双版纳地区相应被轻度抬升，逐渐形成了复杂多样的地貌和气候。环境的改变导致其物种的分化，西双版纳因而成为一个明显的物种分化中心。

植物地理学的结论认为，西双版纳的植物区系特征与典型热带亚洲雨林不尽相同，而与缅甸、泰国、老挝等国的雨林有明显共性，具有过渡性质(徐永椿等，1987)。西双版纳的蚂蚁区系同样具有过渡性质，但与印度次大陆和缅甸的关系密切，与中南半岛泰国、老挝、越南、柬埔寨等国的区系差异明显。

参 考 文 献

王鸿祯,1985.中国古地理图集[M].北京:地图出版社.1～281.(Wang H Z,1985. Atlas of the palaeogeography of China. Beijing: Cartographic Publishing Houes. 1－281.)

陈学新,1997.昆虫生物地理学[M].北京:中国林业出版社.1～102.(Chen X X, 1997. Insect biogeography. Beijing: China Forestry Publishing House. 1－102.)

吴 坚,王常禄,1995.中国蚂蚁[M].北京:中国林业出版社.1～214.(Wu J, Wang C L, 1995. The ants of China. Beijing: China Forestry Publishing House. 1－214.)

周樑镒,寺山守,1991.台湾昆虫名录——膜翅目:蚁科[J].中华昆虫,**11**(1):75～84.[Chou L Y, Terayama M, 1991. Name lists of insects in Taiwan－Hymenoptera: Apocrita: Formicidae. *Chinese J. Entomol.*, **11**(1):75－84.]

唐 觉,李 参,黄恩友等,1995.中国经济昆虫志膜翅目蚁科(一)[M].北京:科学出版社.1～134.[Tang J, Li S, Huang E Y *et al*, 1995. Economic insect fauna of China. Fasc. 47 Hymenoptera: Formicidae (1). Beijing: Science Press. 1－134.]

徐永椿,江汉侨,全 复,1987.西双版纳自然保护区综合考察报告集[M].昆明:云南科技出版社.1～541.[Xu Y C, Jiang H Q, Quan F, 1987. Reports on the synthetic expedition to Xishuangbanna Nature Reserve. Kunming: Yunnan Science and Technology Press. 1－541.]

徐正会,1998.云南西双版纳地区四十一个中国蚂蚁新记录种报道(膜翅目:蚁科)[J].中国学术期刊文摘(科技快报),4(9):1119～1121.[Xu Z H, 1998. A report of forty-one ant species newly recorded in China from Xishuangbanna District of Yunnan Province (Hymenoptera: Formicidae). *Academic Periodical Abstracts of China (Science and Technology Bulletin)*, 4(9):1119－1121.]

徐正会,1999.西双版纳热带雨林蚁科昆虫区系分析[J].动物学研究,**20**(5):379～384.[Xu Z H, 1999. An analysis on the ant fauna of the tropical rain forest in Xishuangbanna of China. *Zoological Research*, **20**(5):379～384.]

Bingham C T, 1903. The fauna of British India, including Ceylon and Burma. Hymenoptera 2. Ants and cuckoo-wasps[M]. London: Taylor and Francis. 1－506.

Bolton B, 1995. A new general catalogue of the ants of the world[M]. Cambridge: Harvard University Press. 1－504.

Holldobler B, Wilson E O, 1990. The ants[M]. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press. 1－732.

Hong Y C, Yang T C, Wang S T *et al*, 1974. Stratigraphy and palaeontology of Fushun Coal-field, Liaoning Province[J]. *Acta Geologica Sinica*, (2):113－149.

Wilson E O, 1985. Ants from the Cretaceous and Eocene amber of North America[J]. *Psyche*, **92**(2－3):205－216.

Wilson E O, Carpenter F M, Brown W L, 1967a. The first Mesozoic ants[J]. *Science*, **157**:1038－1040.

Wilson E O, Carpenter F M, Brown W L, 1967b. The first Mesozoic ants, with the description of a new subfamily[J]. *Psyche*, **74**(1):1－19.

Xu Z H, 1998a. Two new record genera and three new species of Formicidae (Hymenoptera) from China. *Entomologia Sinica*, **5**(2):121－127.

Xu Z H, 1998b. Two new species of the genera *Mystrium* and *Cryptopone* from Yunnan, China (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Research*, **19**(2):160－164.

Xu Z H, 1998c. Two new species of the ant genus *Polyrhachis* Smith from Yunnan, China (Hymenoptera: Formicidae). *Zoological Research*, **19**(3):242－246.

THE ORIGIN AND EVOLUTION OF ANT FAUNA OF THE TROPICAL RAIN FOREST IN XISHUANGBANNA, CHINA

XU Zheng-hui

(*Faculty of Resources, Southwest Forestry College, Kunming* 650224, *China* *zhxu@public.km.yn.cn*)

Abstract: From early Cambrian to early Jurassic, Xishuangbanna Oldland and Burma Oldland formed a whole oldland, and had the same history of species origin and evolution. But Xishuangbanna Oldland sank under the sea twice in late Carboniferous and middle and late Jurassic, all achievements in species origin and evolution were spoiled. The ants originated in middle and late Cretaceous or even earlier, and differentiated

greatly in Palaeogene. To early Cretaceous, Xishuangbanna Oldland connected with Burma and China Oldlands, and never sank again from then on. So the species of Xishuangbanna Oldland were immigrated from Burma and China Oldlands since that time. To the initial stage of Himalayan Movement in Palaeogene, the northwest to southeast trend Western Yunnan Basin disappeared. Southwestern, southern and central China formed a uniform continent with similar landforms, and this provided a convenient condition for the interflow of species in west-east and north-south directions. At the same period, the India subcontinent jointed to the Asian continent, species of the two continents began to exchange extensively. To the later stage of Himalayan Movement in early Pleistocene of Quaternary, the continent north of Simao raised up distinctly, and species of Xishuangbanna divided from the fauna of China, but maintained close interflow in the west, south and east directions. To the middle and late Pleistocene of Quaternary, along with the formation of the Hengduanshan Mountains, Xishuangbanna area was correspondingly weakly raised up, and the complicated and varied landforms and climates in this area were gradually formed. The change of environment led to differentiation of species, and Xishuangbanna area became a distinct center for species differentiation.

Key words: Formicidae; Ant fauna; Origin and evolution; Tropical rain forest; Xishuangbanna

牛初乳饲喂初生仔兔试验

FEEDING NEONATE RABBITS WITH BOVINE COLOSTRUM

关键词：牛；初乳；仔兔

Key words: Bovine; Colostrum; Neonate rabbits

中图分类号：Q959.842，S823 **文献标识码**：A **文章编号**：0254－5853（1999）－06－0450－01

初乳不仅是动物幼仔的营养源，也是它们的抗体（免疫球蛋白）源（Orlando，1995）。大多数哺乳动物幼仔均须通过初乳来补充体内免疫球蛋白的不足。但是，在特殊情况下，可能又很难或根本得不到母乳喂养。这时，寻找合适的母乳替代品甚为关键。由于牛奶是最大的奶源，牛初乳中的免疫球蛋白含量较高，因此人们考虑把牛初乳作为其他动物的母乳替代品。有文献报道：新生仔猪或马驹均可吸收牛初乳中的免疫球蛋白，新生仔猪和马驹的小肠微绒毛具有非选择的吸收能力（Holmes 等，1991；Klobasa 等，1990）。但是，这种现象是否具有普遍性，是否任何初生动物幼仔都可吸收牛初乳中的免疫球蛋白，尚无确切结论。为此，我们设计了如下试验。

1 材料与方法

1.1 动物试验 仔兔出生后，按自然状况饲喂兔乳（母兔喂养）1次，设实验组和对照组。6 h后处死对照组仔兔，心脏采血，将血注入加有抗凝剂的离心管，2 000 r/min 离心 5 min，取上清保存。出生 1 d 后用牛初乳（IgG 浓度为 43 mg/mL）饲喂实验组仔兔，1 mL/只。6 h 后处死实验组仔兔，心脏采血，离心，取上清保存。

1.2 琼脂双扩实验 ①将实验组的兔血浆、对照组的兔血浆和牛血浆分别加在琼脂胶中心孔，四周孔都加兔抗牛IgG，湿盒过夜。②将实验组的兔血浆、对照组的兔血浆和牛血浆分别加在琼脂胶中心孔，四周孔都加羊抗兔 IgG，湿盒过夜。

1.3 CLAGIA 检测 将实验组兔血浆、对照组的兔血浆和标准样品（自制的纯牛 IgG）取出，用稀释液将标准样品进行梯度稀释，同时也将待测血浆作适当稀释。然后，用微量注射器依次将标准样品和待测血浆点在处理好的硝酸纤维素膜上。接下去按本实验室所建立的化学发光自显影法（chemiluminesent autographic immonoassay, CLAGIA）程序和条件操作（刘冀珑等，1998）。对照标准样品和待测样品，比色确定待测样品中牛 IgG 的浓度。

（下转第 456 页）

收稿日期：1999－03－01；修改稿收到日期：1999－04－05